Acta Œcologica
Œcol. Plant., 1986, Vol. 7 (21), n° 3, p. 273-286.

Effet d'une culture de graminées sur la décomposition d'une litière végétale, marquée au ^{14}C et ^{15}N, dans le sol, en conditions contrôlées

G. Billès, N. Gandais-Riollet, P. Bottner
C. E. P. E. L. Emberger-Section d'Étude des Systèmes Écologiques, B. P. 5051, Route de Mende, 34033 Montpellier Cedex, France

RÉSUMÉ

Cette étude a pour but de mettre en évidence l'importance de l'effet rhizosphérique d'une graminée sur la biodégradation et la minéralisation d'une litière végétale.

L'approche utilisée consiste à incuber durant 11 semaines un sol enrichi en paille de blé marquée au ^{14}C et ^{15}N en conditions contrôlées et en présence ou en absence d'une culture de blé. Les résultats obtenus montrent que la présence des plantes modifie, par rapport au sol nu, le cycle des composés carbonés et azotés issus de la litière et augmente la biomasse microbienne du sol (+ 50 %) ainsi que la minéralisation de l'azote (×5). Ces modifications sont les plus manifestes durant la période de croissance végétative des plantes, de la germination à l'épiaison.

Le surcroît d'azote minéral disponible pour les plantes s'observe, dans le sol cultivé, en début et en fin de culture. Dans un cas il correspond à l'augmentation de la minéralisation des composés azotés de la litière, dans l'autre cas il correspond à la minéralisation d'une partie de l'azote marqué provenant de la biomasse microbienne qui disparaît.

MOTS-CLÉS : *Effet plante - Biomasse microbienne - ^{14}C et ^{15}N Décomposition d'une litière.*

ABSTRACT

This study shows that the rhizosphere effect of a gramineae on litter degradation and mineralization is of great importance.

Enriched soil with ^{14}C and ^{15}N labelled wheat straw has been incubated with and without wheat culture for 11 weeks under controlled conditions. Obtained results show that presence of plants modifies the litter C and N component cycle and increases soil microbial biomass (+ 50 %) as well as N mineralization (×5).

These changes are more evident during plant vegetative growing period from germination to earing.

Increase of available mineral N for plants is observed in cultivated soil at the beginning and at the end of plant culture. On one hand it can be explained by an increase in litter N component mineralization and on the other hand by the mineralization of a part of the labelled N issued from disappearing microbial biomass.

KEY-WORDS: *Plant effect - Microbial biomass - ^{14}C and ^{15}N - Litter degradation.*

INTRODUCTION

Les plantes puisent dans le compartiment minéral du sol, les éléments nécessaires à leur croissance. Ce compartiment est essentiellement alimenté par la décomposition de la matière organique fraîche ou native présente dans le sol. On peut s'interroger

pour savoir si les plantes interviennent sur les processus et l'intensité de cette décomposition.

Des expériences au champ réalisées en sol nu et en sol cultivé ont montré que la présence des racines vivantes retardait la minéralisation du matériel végétal incorporé au sol (GORING & CLARK, 1948). Cet effet a été attribué à une inhibition partielle de l'activité biologique due, soit à une diminution de l'aération du sol (FÜHR & SAUERBECK, 1968) soit à une plus forte dessiccation du sol (SHIELDS & PAUL, 1973; JENKINSON, 1977).

Plus récemment, des travaux au laboratoire ont été entrepris pour rechercher l'effet des racines vivantes sur la décomposition de la matière organique dans le sol. Deux sortes d'approches sont utilisées.

L'une consiste à comparer la minéralisation du carbone natif dans un sol nu et dans un sol en présence de plantes cultivées sous atmosphère enrichie en $^{14}CO_2$ (HELAL & SAUERBECK, 1982). Ce dispositif permet de distinguer le *C* natif du sol, du *C* provenant des plantes (respiration racinaire et rhizodéposition). Ces auteurs constatent une accélération de la minéralisation de la matière organique native sous l'effet de racines de maïs.

L'autre, utilisée par différents auteurs (BILLES & BOTTNER, 1981; REID & GOSS, 1982; SPARLING *et al.*, 1982), consiste à incorporer dans un sol du matériel végétal marqué au ^{14}C ou doublement marqué au ^{14}C et ^{15}N. Le sol est ensuite incubé, en conditions contrôlées de température et d'humidité, en présence ou en absence de plantes. Les expériences effectuées avec ce type d'approche ont mis en évidence un ralentissement de la minéralisation des composés carbonés du matériel végétal. Cet effet ne peut, dans ces conditions expérimentales, être attribué ni à la dessiccation du sol ni à un manque d'aération.

REID & GOSS (1982) ont tenté d'expliquer ce phénomène par une compétition entre les racines et les microorganismes vis-à-vis des composés carbonés libérés dans le sol. Ils ont en effet constaté que la quantité de ^{14}C (provenant du matériel végétal incorporé au sol) mesurée dans les racines en fin de culture est du même ordre de grandeur que le déficit en $^{14}CO_2$ constaté entre le sol cultivé et le sol nu.

Une autre explication proposée par SPARLING *et al.* (1982) suppose que la microflore utilise préférentiellement aux composés de la litière végétale, les produits de l'exsudation racinaire. Ces auteurs ont tenté de simuler l'exsudation racinaire en apportant dans un sol du glucose et des extraits de levure. Dans ce cas la minéralisation du matériel n'est pas freinée mais au contraire accélérée. Ces résultats excluent donc l'hypothèse de départ et les auteurs concluent que l'effet des racines est un phénomène complexe difficilement explicable en l'état actuel des recherches.

La comparaison des fractions de la matière organique (composés hydrosolubles, polysaccharides, fractions humiques et fulviques) obtenues en sol nu et en sol sous culture n'a pas fourni davantage d'explications (REID & GOSS, 1983). Sur les bases d'un fractionnement de la matière organique par des hydrolyses successives puis extraction basique, BILLES & BOTTNER (1981) ont montré que la présence des racines vivantes de blé provoquait, d'une part, l'accumulation dans le sol de composés difficilement extractibles provenant de la litière incorporée et d'autre part, le ralentissement de la minéralisation de cette litière. Ce phénomène semble par ailleurs lié aux stades phénologiques des plantes.

Le travail présenté dans cet article a pour objectif d'étudier l'effet de la présence de plantes sur la décomposition et la minéralisation de matériel végétal marqué au

^{14}C et ^{15}N et de suivre le devenir de ces deux éléments dans le matériel végétal non encore décomposé, dans la biomasse microbienne, dans les composés humifiés et dans la plante. Parmi ces objectifs, l'étude de la minéralisation des composés azotés du sol, en présence de plantes, est le plus important puisque cette activité est en relation directe avec leurs besoins azotés.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

1. Cultures en pot

Sol

Le sol utilisé est un sol fersiallitique lessivé légèrement acide, sableux, pauvre en argiles et exempt de carbonates. Les principales caractéristiques physico-chimiques sont les suivantes : (C = 3,6 %; N = 0,25 %; C/N = 14,4; pH (H20) = 5; sables = 55,8 %; limons = 36 %; argiles = 8,2 %; humidité équivalente = 11 %).

Cultures

Des lots de 250 g de sol, séché à l'air, tamisé puis réhumidifié à 80 % de son humidité équivalente, sont répartis dans des pots cylindriques (diamètre 6 cm, hauteur 15 cm) après incorporation de 1,5 g de paille de blé. Cette paille est conditionnée en morceaux de taille comprise entre 0,5 cm et 1 cm. Elle est constituée par les parties aériennes, lavées à l'eau puis séchés à l'air, d'une culture de blé de printemps (variété Florence Aurore) uniformément marquée au ^{14}C et ^{15}N obtenue en chambre de marquage (Bottner, 1982) et prélevée avant sa maturité (C = 44,3 %; N = 1,3 %; C/N = 35; activité spécifique du carbone = 2 590 $KBq.g^{-1}$ C; enrichissement isotopique de l'azote=7,16 %)

Le sol enrichi après une semaine d'incubation, est soit laissé sans culture (sol témoin), soit planté avec trois graines de blé (variété Florence Aurore). Les pots, 10 pour le sol nu et 15 pour le sol avec plantes, sont ensuite placés dans une chambre de culture à 25° C sous des lampes à vapeur de sodium (600 $E.m^{-2}.s^{-1}$) allumées 16 h sur 24 h. L'humidité du sol est réajustée tous les jours. Les pots sont pourvus sur leur face supérieure d'un bouchon en caoutchouc muni de deux tubulures en verre, disposées de part et d'autre d'un trou central de 2 cm de diamètre à travers lequel la plante peut se développer. Le $^{14}CO_2$ qui se dégage du sol est entraîné, par un courant d'air, de l'orifice central vers des pièges, à travers les tubulures en verre. Il est fixé dans 50 ml de NaOH 0,25 N renouvelés tous les jours. Ce dispositif permet de mesurer le carbone minéralisé provenant de la litière et évite qu'une partie du $^{14}CO_2$ soit photosynthétisée par les plantes.

2. Prélèvements

Les prélèvements sont effectués au cours de l'incubation à différents stades de la croissance des plantes : 12 jours (germination); 25 jours (stade 4 feuilles); 41 jours (épiaison); 55 jours (floraison); 76 jours (maturité). Ils concernent 2 pots sans plantes et 3 pots avec plantes.

Protocole des prélèvements

Les parties aériennes du blé sont coupées au collet puis séchées et pesées. Le sol est homogénéisé (pour les pots avec plantes, l'appareil racinaire en place est coupé en morceaux de 1 cm dans le sol avant l'homogénéisation) puis partagé en deux lots. Le premier lot est soumis à une extraction au K_2SO_4 (1 N) dans la proportion de 50 g/250 ml. Après une heure d'agitation le mélange est tamisé à 0,5 mm puis centrifugé. Le matériel recueilli sur les tamis est trié, on récupère séparément les débris de paille et les racines qui sont ensuite séchés à l'étuve (48 h à 65° C) et pesés.

Le surnageant de centrifugation est utilisé pour le dosage de l'azote minéral.

Sur le deuxième lot de sol nous estimons la biomasse microbienne par la méthode de fumigation au $CHCl_3$ (Jenkinson & Powlson, 1976). Pour chaque pot, les extractions au K_2SO_4 sont effectuées

en double, la détermination de la biomasse en triple et ceci pour deux pots sans plantes et deux pots avec plantes. Du troisième pot avec plantes, les racines et les débris de paille sont extraits de la totalité du sol par jet d'eau et recueillis sur des tamis (minimum 0,5 mm). Ces deux fractions sont ensuite séchées à l'étuve (48 h à 65° C) et pesées.

3. Techniques d'analyse

Mesure de la biomasse microbienne

La méthode utilisée est celle proposée par Jenkinson & Powlson (1976). Les sols sont fumigés par des vapeurs de $CHCl_3$, après 24 h de contact, le $CHCl_3$ est éliminé et le sol est mis en incubation à 28° C durant 10 jours.

Le CO_2 dégagé par les sols fumigés et les sols témoins est fixé dans NaOH 0,25 N. A la fin de cette période on mesure le CO_2 accumulé et l'azote minéral produit, extrait par une solution de K_2SO_4 (N), 25/125 (P/V). Les surcroîts (ou flush) de CO_2 et de NH_4^+ obtenus durant 10 jours dans le sol fumigé, par rapport au sol témoin, sont multipliés par les coefficients de minéralisation correspondants (K_C et K_N). Le résultat donne la quantité de C et d'N de la biomasse microbienne présente dans le sol au moment de la fumigation. Pour la détermination du carbone, nous avons utilisé une valeur de 0,45 pour le K_C (Jenkinson & Powlson, 1980). Par contre, l'utilisation d'une valeur moyenne pour le KN est encore aléatoire car ce coefficient est trop dépendant des types de sol et des conditions expérimentales (Nicolardot, 1983). Nous avons préféré calculer le N-biomasse à partir du C-biomasse, mesuré, en prenant une valeur moyenne de C/N microbien égale à 7, comme l'ont fait Marumoto *et al.* (1982).

Dans un travail préalable nous avions vérifié que la présence de racines fraîches de blé, dans le sol utilisé, ne perturbe pas la détermination de la biomasse microbienne (Gandais, 1984). En cela ces résultats concordent avec les conclusions de Lynch & Panting (1980).

Mesure du CO_2 et $^{14}CO_2$

Le CO_2 total fixé dans la soude est dosé par titrimétrie. Le $^{14}CO_2$ contenu dans la soude est mesuré par comptage de la radioactivité en scintillation liquide.

A chaque prélèvement nous déterminons le carbone et l'azote (total et marqué) des débris de paille restant sur les tamis, de la biomasse végétale et de la biomasse microbienne.

Mesure du C (^{12}C, ^{14}C)

Le carbone (dans les plantes, les débris végétaux et le sol) est dosé au Carmograph 12 A par combustion sèche à 1 000° C sous courant d'O_2. Une partie du CO_2 issu de cette combustion est récupérée pour la détermination de la radioactivité en scintillation liquide.

Mesure du N minéral

Par titrimétrie après distillation pour NH_4^+, réduction et distillation pour NO_3^- (Bremmer, 1965).

Mesure du N total

Après minéralisation de l'azote organique (méthode Kjeldhal), l'ammonium formé est dosé colorimétriquement par la méthode au phénate et hypochlorite de Na (Charlot, 1961).

Mesure du ^{15}N

L'enrichissement isotopique de l'azote est mesuré par spectrométrie optique à émission (Guiraud & Fardeau, 1980) après transformation du $(NH_4)_2SO_4$ en N_2 par la méthode Rittenberg (1948).

RÉSULTATS

1. BIODÉGRADATION, INCORPORATION ET MINÉRALISATION DU C* (1) ET N* (1) DE LA LITIÈRE

Biodégradation

Sous le terme « matériel biodégradé » nous englobons l'ensemble des composés carbonés et azotés qui, par suite de l'activité microbienne, ne sont plus structurés sous forme de litière végétale. Cet ensemble comprend donc les composés qui sont soit minéralisés, soit incorporés dans la biomasse microbienne, soit humifiés.

La quantité de matériel biodégradé est obtenue par différence entre les poids de C* et N* retrouvés dans les débris de paille restant sur le tamis à 0,5 mm et les poids de C* et N* de la litière apportée.

Cette méthode sous-estime certainement la quantité de matériel biodégradé car, d'une part, elle n'englobe que les débris de paille de taille supérieure à 0,5 mm et d'autre part la nature de ces débris est modifiée en cours d'incubation. En effet, leur rapport *C/N* diminue au cours du temps : il passe d'une valeur égale à 35 en début d'expérimentation à une valeur égale à 19 à la fin (tableau I). Ceci signifie que ces débris s'enrichissent, au fur et à mesure, d'une matière organique à C/N bas correspondant probablement à la microflore qui les colonise et aux substances humifiées dues à son activité. Nous avons estimé par calcul la proportion de la paille de blé et de la biomasse microbienne contenues dans les débris en tenant compte de leur C/N. Nous avons pris pour la paille un C/N = 35 et pour l'ensemble biomasse microbienne et humus un C/N = 12 car nous estimons que la microflore colonisatrice est à dominante fongique. Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau II.

Nous observons en présence des plantes une augmentation de la biodégradation de la litière jusqu'au 41e jour d'incubation qui correspond à l'épiaison (tableau II et fig. 1 et 2). Cette augmentation représente 8 à 10 % de la biodégradation dans le sol témoin. Elle présente la même intensité pour les composés carbonés que pour les composés azotés.

Minéralisation

Cette intensification de la biodégradation dans le sol cultivé s'accompagne d'une diminution de la minéralisation des composés carbonés, correspondant à une baisse du $^{14}CO_2$ respiré par le sol nu (tableau II, fig. 1). Ce déficit de minéralisation peut atteindre − 17 % par rapport à la minéralisation dans le sol nu. Il est moins important que ceux observés par REID & GOSS (1982) et SPARLING *et al.* (1982) qui obtiennent respectivement des baisses de minéralisation de − 70 % et de − 50 % par rapport à leur sol témoin.

La minéralisation nette des composés azotés est fortement augmentée en présence des plantes au début et à la fin de la culture. Nous avons observés 5 à 7 fois plus d'azote net minéralisé dans le sol cultivé que dans le sol nu (tableau II et fig. 2). Précisons que l'azote net minéralisé dans le sol cultivé correspond à la quantité d'azote minéral présente ($NH_4^+ + NO_3^-$) à laquelle on rajoute la quantité d'azote prélevée par les plantes durant leur croissance.

(1) C* et N* correspondent au carbone et à l'azote provenant de la litière de paille marquée.

TABLEAU I. — *Quantité des débris de paille récupérés sur le tamis à 0,5 mm* (1) *dans le sol nu (−P) et dans le sol sous culture de blé (+P).* C*, N* *et* C*/N* *de l'ensemble du matériel récupéré et des éléments qui le constituent : paille* (2) *et biomasse microbienne qui la colonise* (3). *Les résultats moyens exprimés en mg/250 g de sol séché à 105° C, sont obtenus avec un coefficient de variation de l'ordre de 10 %.*

Jours d'incubation	12			25			41			55			76		
	C*	N*	C/N	C*	N*	C/N	C*	N*	C/N	C*	N*	C/N	C*	N*	C/N
Débris restants (1)															
Sol (−*P*)	407	12,8	32	270	10	27	206	8,9	23	186	8,5	22	177	8,4	21
Sol (+*P*)				240	9,9	24	170	8,2	21	150	7,7	19,4	140	7,4	19
Composition des débris															
Litière vég. (2)															
Sol (−*P*)	387	11,1	34,9	228	6,5	35	150	4,3	34,9	129	3,7	34,9	115	3,3	34,8
Sol (+*P*)				184	5,3	34,7	109	3,1	35	87	2,5	34,8	77	2,2	35
B. M. des débris (3)															
Sol (−*P*)	20	1,7	11,8	42	3,5	12	56	4,7	12	57	4,8	11,9	61	5,1	12
Sol (+*P*)				56	4,7	11,9	61	5,1	12	63	5,2	12,4	61,5	5,1	12

TABLEAU II. — *Devenir du carbone et de l'azote d'une litière végétale dans un sol nu (−P) et sous culture de blé (+P).*

Biodégradation (1) = (C* et N* de la litière initiale)−(C* et N* de la litière restant dans le sol (paramètre 2 du tableau I)).
Minéralisation (2) du C* = C*-CO_2 respiré par le sol; de N* = N* dans azote minéral du sol + N* absorbé par les plantes pour (+*P*).
Incorporation (3) = C* et N* incorporé dans la biomasse microbienne.
Humification (4) = (1) − ((2) + (3)).
Absorbption (5) = C* et N* absorbé par les plantes.

Les résultats moyens exprimés en mg/250 g de sol séché à 105° C sont obtenus avec un coefficient de variation de 10 % pour (2) et compris entre 10 % et 15 % pour (1) et (3).

Jours d'incubation	12		25		41		55		76	
	C*	N*	C*	N*	C*	N*	C*	N*	C*	N*
Litière végétale										
Biodégradée (1)										
Sol (−*P*)	278	7,9	437	12,4	513	14,6	537	15,2	548	15,6
Sol (+*P*)			481	13,6	556	15,8	578	16,4	587	16,7
Minéralisée (2)										
Sol (−*P*)	157	0,2	239	0,2	276	0,15	286	0,25	291	0,3
Sol (+*P*)			197	1,3	231	1,2	249	1,3	265	1,8
Incorporée (3)										
Sol (−*P*)	23	1,7	27	2,2	45	2,7	35	2,8	33	2,4
Sol (+P)			16	3,1	36	3,9	37	2,6	17	1,6
Humidifiée (4)										
Sol (−*P*)	98	6.0	171	10,0	192	11,7	216	12,1	224	12,9
Sol (+*P*)			268	9,2	289	10,7	292	12,5	309	13,3
Absorbée (5)										
Sol (+*P*)			9,0	1,2	8,0	1,2	2,0	1,15	2,0	1,7

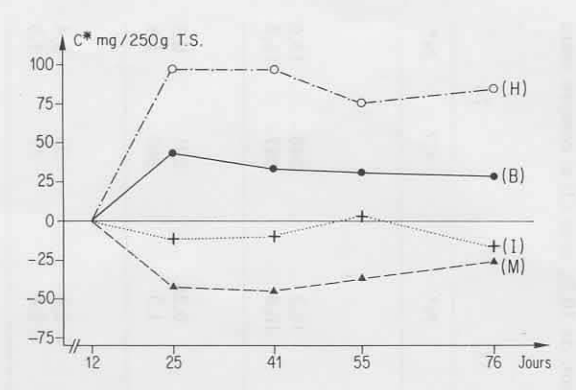


FIG. 1. — Variation en fonction du temps de l'effet de la présence de graminées sur la biodégradation (*B*), la minéralisation (*M*), l'incorporation dans la biomasse microbienne (*I*) et l'humification (*H*) du carbone provenant d'une litière végétale dans un sol. Les résultats sont indiqués en + ou − par rapport aux résultats obtenus dans le sol nu ramenés à 0.

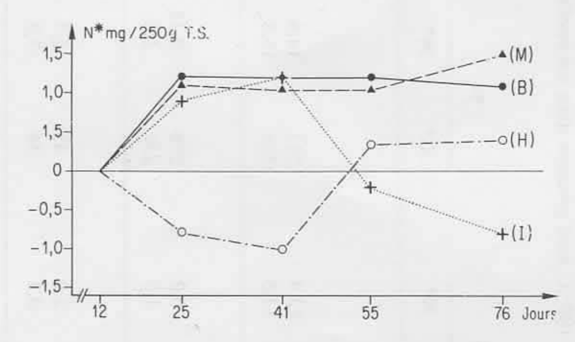


FIG. 2. — Variation en fonction du temps de l'effet de la présence des plantes sur la biodégradation (*B*), la minéralisation (*M*), l'incorporation dans la biomasse microbienne (*I*) et l'humification (*H*) de l'azote provenant d'une litière végétale. Les résultats sont indiqués en + ou − par rapport aux résultats obtenus dans le sol nu ramenés à 0.

Incorporation dans la biomasse microbienne

La biomasse microbienne évolue différemment dans les deux modèles étudiés (fig. 3). Dans le sol cultivé on observe un accroissement de 70 % de la biomasse microbienne, entre la germination et l'épiaison du blé, par rapport à la biomasse microbienne d'origine et à celle du sol témoin dans lequel ce compartiment reste stable. Puis de l'épiaison à la maturité, cette biomasse diminue de plus de la moitié. Cette évolution de la microflore en présence de blé est conforme aux observations de RIVIÈRE (1960) et MARTIN (1971) qui mesurent les plus fortes densités microbiennes à la fin du tallage ou au moment de la floraison. De plus, l'incorporation du C* et de l'N* de la litière ne se fait pas dans les mêmes proportions (tableau III). La biomasse microbienne dans le sol cultivé incorpore une moindre proportion de C* surtout de la germination à l'épiaison. Par contre la proportion de N* incorporée dans les biomasses microbiennes est pratiquement identique dans les deux cas. Le rapport C* incorporé/N* incorporé dans la biomasse microbienne formée dans le sol cultivé

est nettement plus bas que celui calculé pour la biomasse microbienne dans le sol nu (tableau IV).

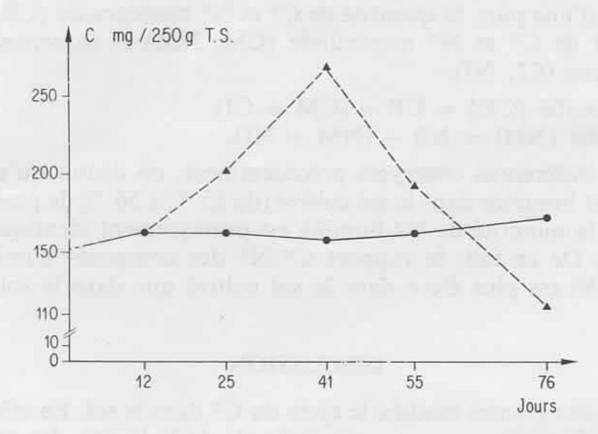


FIG. 3. — Variation en fonction du temps du carbone total de la biomasse microbienne dans le sol nu (●—●—●) et dans le sol sous culture de blé (▲ - - - ▲). Les résultats moyens indiqués sur la figure sont obtenus avec un coefficient de variation de 10 %.

TABLEAU III. — *Incorporation du C* et N* dans la biomasse microbienne dans le sol nu et dans le sol cultivé, exprimée en % du C total ou N total.*

Jours	12	25	41	55	76
Sol nu					
C* % Ct	15 %	16 %	28 %	22 %	19 %
N* % Nt		9,4 %	11,9 %	12 %	9,8 %
Sol cultivé					
C* % Ct		8 %	13 %	19 %	15 %
N* % Nt		10,8 %	10,2 %	9,6 %	9,5 %

TABLEAU IV. — C*/N* *des composés, incorporés dans la biomasse microbienne et humifiés dans le sol nu et le sol cultivé.*

Jours	12	25	41	55	76
Sol nu					
Matér. vég. :					
incorporé	13,7	12,5	16,7	12,6	13,7
humifié	16,3	17,1	16,3	17,8	17,4
Sol cultivé					
Matér. vég. :					
incorporé		5,2	9,2	14,2	10,6
humifié		29,1	27,0	23,4	23,2

HUMIFICATION DU C* ET N* DE LA LITIÈRE

L'humification n'est pas mesurée effectivement dans le sol, mais estimée par différence entre, d'une part, la quantité de C* et N* biodégradée (CB, NB) et d'autre part, la quantité de C* et N* minéralisée (CM, NM) et incorporée dans la biomasse microbienne (CI, NI).

Carbone humifié (CH) = CB − (CM + CI).
Azote humifié (NH) = NB − (NM + NI).

Du fait des différences observées précédemment, on déduit qu'une plus grande quantité de C* est humifiée dans le sol cultivé (de 35 % à 56 % de plus que dans le sol nu). Par contre, la quantité de N* humifié est pratiquement identique dans les deux cas (tableau II). De ce fait, le rapport C*/N* des composés humifiés issus de la litière (tableau IV) est plus élevé dans le sol cultivé que dans le sol nu.

DISCUSSION

La présence des plantes modifie le cycle du C* dans le sol. En effet, la microflore utilise préférentiellement aux composés carbonés de la litière, des composés autres, non marqués, puisque le taux d'enrichissement en C* de la biomasse microbienne (C* % CT; tableau III) et la minéralisation du C* (tableau II, fig. 1) sont plus faibles.

Plusieurs explications sont possibles, nous en retiendrons deux :

— La première consiste à dire qu'une partie de l'énergie utilisée par la microflore provient de la rhizodéposition. De ce fait une quantité équivalente du C* des composés végétaux libérés par la biodégradation, n'est ni minéralisée ni incorporée dans la biomasse microbienne et s'accumule dans la fraction « composés humifiés ».

— La deuxième met en cause un phénomène d'absorption des molécules organiques par les racines, qui entrerait ainsi en compétition avec la microflore du sol. Nous avons en effet observé ce phénomène, mis en évidence par SPARLING *et al.* (1982) et REID & GOSS (1982); mais dans notre cas, la quantité de C* retrouvée dans l'appareil racinaire et foliaire des plantes représente au maximum 3,7 % du C* minéralisé dans le sol nu (tableau II). Elle ne peut à elle seule expliquer la différence de minéralisation mesurée entre le sol nu et le sol cultivé.

Des résultats différents ont été obtenus par HELAL & SAUERBECK (1982) qui constatent que la présence de racines vivantes provoque, à l'inverse, une augmentation de la minéralisation de la matière organique native du sol (5 fois plus que dans le sol témoin sans plantes). Ces résultats ne sont pas contradictoires avec ce qui précède puisque nos observations et celles de SPARLING *et al.* (1982) et de REID & GOSS (1982) s'appliquent à une matière organique fraîche et moins stable que celle contenue dans l'humus du sol.

L'effet de la présence des plantes ne se limite pas à une modification du cycle du C*. On observe aussi une modification du cycle N* et en particulier, une intensification de la minéralisation nette en début et en fin de culture qui ne peut être liée exclusivement à l'augmentation de la microflore. En effet, dans le sol nu, l'activité de la microflore qui s'exerce sur la litière, aboutit, dans le type de sol utilisé, à une faible production d'N* minéral, tout à fait compatible avec le C/N de ce substrat (35).

L'augmentation de l'activité microbienne de la germination à l'épiaison se traduit par des taux de minéralisation des composés azotés nettement plus élevés que dans le

sol nu (de 0,8 % à 1,6 % de N* total pour le sol nu; de 8 % à 11 % de N* total pour le sol cultivé). Par contre, les taux d'enrichissement de la biomasse microbienne en N* (N* % NT de la biomasse microbienne) dans le sol nu et dans le sol cultivé sont similaires (tableau III). Cette comparaison montre que l'effet des plantes s'exerce essentiellement sur la minéralisation, pour le cycle de l'N*.

Ce phénomène s'expliquerait très bien si le substrat organique, mis à la disposition de la microflore par les plantes, présentait un rapport C/N bas. Or, il est connu que les exsudats racinaires, constitués en majorité de polysaccharides (environ 80 %) sont caractérisés par un rapport C/N situé aux alentours de 30 (LYNCH, 1982). La microflore ne trouve donc pas une source azotée supplémentaire qui pourrait modifier le cycle interne de l'azote vers un accroissement de la minéralisation nette des composés azotés de la litière. Au contraire, nous observons une plus grande quantité de N* réorganisé dans la biomasse microbienne (+ 44 %) (tableau VI) par rapport à la biomasse du sol nu, et ce jusqu'à l'épiaison.

Cette augmentation de l'N* réorganisé, liée en partie à l'augmentation de la microflore est d'autant plus manifeste que nous avons pris, pour le calcul de l'azote microbien, un rapport C/N identique (7) pour le sol nu et le sol cultivé. Rien ne prouve, en effet, que le rapport C/N de la biomasse soit, d'une part, constant au cours du temps et d'autre part, similaire dans le sol nu et le sol cultivé. Il est vrai que si nous options pour un rapport C/N microbien plus élevé en présence des plantes (de l'ordre de 12) la quantité de N* réorganisé serait, alors, inférieure à celle calculée dans le sol nu. Ceci se manifesterait par une augmentation de la minéralisation nette de N* sans qu'il y ait augmentation de sa minéralisation brute. Mais il est difficile d'admettre que la microflore formée en plus, dans le sol cultivé, puisse avoir un rapport C/N proche de celui d'une microflore fongique puisqu'elle est en grande partie rhizosphérique.

L'intensification de la minéralisation de N* durant cette période peut s'expliquer par une accélération du renouvellement de l'N* immobilisé dans la microflore rhizosphérique (comme l'ont montré ELLIOT *et al.*, 1979 et surtout CLARHOLM, 1985) due à l'action prédatrice des protozoaires ou d'autres microorganismes sur cette microflore. Cette action s'exerçant sur un substrat organique à C/N bas, en l'occurrence des corps microbiens, il y a, dans ce cas, accroissement de la minéralisation nette de l'N*.

Le surcroît d'N* minéralisé observé en fin de culture, du 55e jour au 76e jour, correspond à la diminution de la biomasse microbienne (fig. 3) et par là-même à la diminution de l'N* incorporé (fig. 2). Dans ce cas, l'N* minéralisé en plus dans le sol cultivé provient de la minéralisation d'une partie de la biomasse microbienne préexistante.

Les perturbations qu'apportent les plantes aux cycles des éléments carbonés et azotés, observés dans le sol nu, doivent se traduire par des différences au niveau des composés humifiés. Si l'on compare les C*/N* de ce compartiment dans les deux traitements étudiés dans le sol nu, l'humus formé doit correspondre à des substances de synthèse microbienne (C*/N* de l'humus très proche de celui de la biomasse microbienne), tandis que, dans le sol cultivé, il doit correspondre à un humus résiduel (C*/N* de l'humus plus proche de celui de la litière initiale).

Les modifications du cycle du C* et de l'N*, observées durant la culture de blé, présentent, dans leur intensité et dans leur sens, deux phases situées de part et d'autre de l'épiaison. Ces deux phases correspondent à deux états de l'appareil racinaire.

Durant la première phase, celui-ci de part son développement, augmente son activité exsudatrice et assimilatrice et détermine, dans le sol, un effet rhizosphérique croissant. Durant la deuxième phase, l'appareil racinaire est constitué d'une proportion grandissante de racines mortes. Ceci se traduit par une baisse de l'exsudation et un accroissement des débris végétaux. Ce changement qualitatif et peut-être quantitatif du substrat au niveau de l'appareil racinaire déclenche un processus inverse de celui que nous avons observé durant la première phase. En effet, dans ce cas, la biomasse microbienne diminue (fig. 3) et la minéralisation du C* et de l'N* s'accroît (tableau II, fig. 1). Cette inversion des processus démontre bien, *a contrario*, l'importance et la particularité de la stimulation de la microflore par les exsudats racinaires.

L'augmentation de la minéralisation du C* à la mort des plantes est un phénomène qui a été bien démontré par SPARLING *et al.* (1982). Ces auteurs après 42 jours de culture d'orge (stade 3 feuilles) dans un sol enrichi par une litière marquée, coupent la partie aérienne des plantes, ce qui se traduit par une arrêt de l'exsudation racinaire. Ils observent, alors, une augmentation de la minéralisation du carbone marqué.

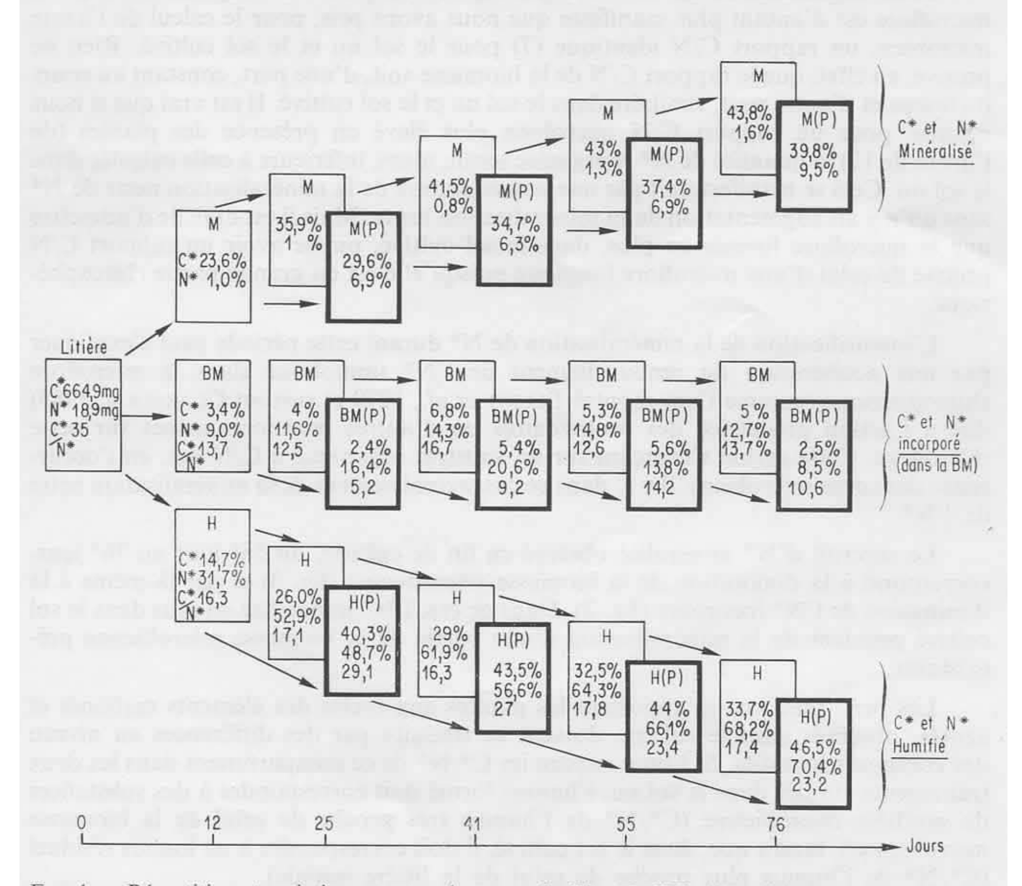


FIG. 4. — Répartition et variation au cours du temps du C* et de l'N* d'une litière végétale marquée au ^{14}C et ^{15}N dans trois fractions du sol : microflore (*BM*), humus (*H*), fraction minérale (*M*), dans le sol nu et le sol cultivé (*P*). Les résultats sont exprimés en % du C* et de N* initial de la litière.

La microflore n'ayant plus de composés exsudés à sa disposition doit rechercher dans la litière et les produits précédemment humifiés, donc marqués, le complément énergétique qui lui est nécessaire. A cela, doit s'ajouter le substrat, facilement minéralisable, représenté par la biomasse microbienne qui disparaît. Une partie du C* et de l'N* contenue dans les structures microbiennes se retrouve dans la fraction minérale du sol.

Ce processus démontre ici aussi, *a contrario*, que la baisse de minéralisation du C*, au début des cultures, est sûrement liée à l'exsudation.

CONCLUSION

La présence de graminées apporte, donc, des modifications à la décomposition d'une litière végétale dans un sol. Celles-ci se manifestent, surtout, par une augmentation de la biodégradation des litières, de la minéralisation des composés azotés et de l'humification des composés carbonés (fig. 4). Elles se situent essentiellement durant la période où la plante peut exprimer un effet rhizosphérique optimal, correspondant à la période de croissance végétative.

Cet effet rhizosphérique a pour conséquence principale, d'augmenter la transformation d'une partie de la matière organique végétale (litière) en une matière organique microbienne à rapport C/N bas et d'accélérer son renouvellement. Ces deux actions conjuguées favorisent la production d'azote minéral nécessaire à la croissance des plantes durant cette période.

Lorsque l'effet rhizosphérique, à la sénescence des plantes, s'amenuise, une part importante de la biomasse microbienne qu'il avait induite disparaît. Cette source de matière organique à rapport C/N bas favorise aussi la production d'azote minéral dans le sol.

On peut, alors, s'interroger pour savoir si ces aspects positifs font partie ou non d'une stratégie adaptative des plantes pour leur nutrition azotée.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M. Blanchard, responsable de la partie technique de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

Billes G. & Bottner P., 1981. — Effet des racines vivantes sur la décomposition d'une litière racinaire marquée au ^{14}C. *Plant and Soil*, **62**, 193-208.

Bottner P., 1982. — Biodégradation du matériel végétal en milieu herbacé. *Acta Œcol./Œcol. Gen.*, **3**, 155-182.

Bremmer J. M., 1965. — Inorganic forms of nitrogen. In: Methods of soil analysis. *Agronomy* **9** (2). Black C. A. *et al.*, eds., American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, p. 1179-1237.

Charlot G., 1961. — Les méthodes de la chimie analytique. Ed. Masson et Cie, Paris.

Clarholm M., 1985. — Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biol. Biochem.*, **17**, 2, 181-188.

Elliot E. T., Coleman D. C., Cole C. V., 1979. — The influence of amoebae on the uptake of nitrogen by plants in gnotobiotic soil. In: *The Soil-Root Interface*. J. L. Harley & R. Scott-Russel, eds., Academic Press.

Führ F. & Sauerbeck D., 1968. — Decomposition of wheat straw in the field as influenced by cropping and rotation. In: *Isotopes and Radiation in Soil Organic Matter Studies*. Proceedings of the IAEA/FAO Symposium. Vienne, 1968, 241-250.

GANDAIS N., 1984. — *Effet rhizosphère sur l'activité microbienne vis-à-vis du carbone et de l'azote dans un sol enrichi en débris végétaux*. Thèse doctorat 3e cycle (U. S. T. L. Montpellier), 90 p.

GORING C. A. I. & CLARK F. L., 1948. — Influence of crop growth on mineralization of nitrogen in soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, **13**, 261-266.

GUIRAUD G. & FARDEAU J. C., 1980. — Détermination isotopique par spectrométrie optique de composés faiblement enrichis en azote 15. *Analysis*, **8**, 148-152.

HELAL H. M. & SAUERBECK D., 1982. — Der Kohlenstoffumsatz von Pflanzenwurzeln und dessen Einflus auf den Boden. Posterdarstellung, Tagung der Deutsch. *Bot. Gesellsch.*, **12**, 18.

JENKINSON D. S. & POWLSON D. S., 1976. — The effect of biocidal treatments on metabolism in soil. *Soil Biol. Biochem.*, **8**, 209-214.

JENKINSON D. S., 1977. — Studies on the decomposition of plant material in soil. V. The effects of plant cover and soil type on the loss of carbon from ^{14}C labelled ryegrass decomposing under field conditions. *J. of Soil Sci.*, **28**, 3, 424-434.

JENKINSON D. S. & POWLSON D. S., 1980. — Measurement of microbial biomass in intact soil cores and in sieved soil. *Soil Biol. Biochem.*, **12**, 579-581.

LYNCH J. M., 1982. — Interactions between bacteria and plants in the root environment. In: *Bacteria and Plants*, RHODES-ROBERTS M. E. & SKINNER F. A., eds., Academic Press, 1-20.

MARTIN J. K., 1971. — Influence of plant species and plant age on the rhizosphere microflora. *Aust. J. Biol. Sci.*, **24**, 1143-1150.

MARUMOTO T., ANDERSON J. P. E. & DOMSCH K. H., 1982. — Mineralization of nutrients from soil microbial biomass. *Soil Biol. Biochem.*, **14**, 469-475.

NICOLARDOT B., 1983. — *Contribution à l'étude de la biomasse microbienne des sols à l'aide de micro-organismes marqués au carbone 14 et à l'azote 15*. Thèse Docteur-Ingénieur (Université Claude-Bernard, Lyon I), 118 p.

REID J. B., GOSS M. J., 1982. — Suppression of decomposition of ^{14}C-labelled plant roots in the presence of living roots of maize and perennial ryegrass. *J. of Soil Sci.*, **33**, 3, 387-396.

REID J. B. & GOSS M. J., 1983. — Growing crops and transformations of ^{14}C-labelled soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, **15**, 6, 687-692.

RITTENBERG D., 1948. — The preparation of gas sample for mass spectrographic isotope analysis. In: *Preparation and measurement of isotopic tracers*. WILSON D. W., NIER A. O. C. & RIEMAN P. S., eds., Edwards J. W., Ann. Arbor, Michigan, p. 31-42.

RIVIÈRE J., 1960. — La rhizosphère du blé. *Annales Agronomiques*, **11**, 397-440.

SHIELDS J. A. & PAUL E. A., 1973. — Decomposition of C-labelled plant material under field conditions. *Can. J. Soil Sci.*, **53**, 297-306.

SPARLING G. P., CHESHIRE M. V. & MUNDIE C. M., 1982. — Effect of barley plants on the decomposition of ^{14}C-labelled soil organic matter. *J. of Soil Sci.*, **33**, 1, 89-100.